真红树和半红树植物叶片性状的比较研究

黄依依[1,2]，蔡水花[4]，谭淑娟[1,2]，叶万辉[1,3]，沈浩[1,3*]

（1. 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室/广东省应用植物学重点实验室，中国科学院华南植物园，广州 510650；2. 中国科学院大学，北京 100049；3. 南方海洋科学与工程广东省实验室（广州），广州 511458；4. 中国大熊猫保护研究中心，都江堰 623006，四川）

摘要：红树植物是一类生长在热带、亚热带海岸潮间带的乔木、灌木或草本植物，根据其分布特征可分为真红树和半红树植物。为了探究两者对海岸潮间带高盐、高光和缺氧等环境的生态适应策略的异同，选取 5 种真红树植物(卤蕨(*Acrostichum aureum*)、木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)、老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)、桐花树(*Aegiceras corniculatum*)、秋茄(*Kandelia candel*))和 4 种半红树植物(银叶树(*Heritiera littoralis*)、水黄皮(*Pongamia pinnata*)、黄槿(*Hibiscus tiliaceus*)和杨叶肖槿(*Thespesia populnea*))为研究对象，进行了叶片解剖和功能性状的对比研究。结果表明，9 种红树植物叶片的共同特征表现为均具有角质层、叶肉具有栅栏组织和海绵组织分化、气孔下陷等。不同之处在于：真红树植物叶片有蜡质层和内皮层、无表皮毛、气孔仅分布在下表皮；而半红树植物的叶片则较少有蜡质层、部分有表皮毛、无内皮层、气孔在上下表皮分布不完全一致。真红树植物的气孔密度和比叶面积显著小于半红树植物(P<0.05)，而叶片厚度、含水量、比叶重和鲜干重则显著大于半红树植物 (P<0.05)。以上结果说明，真红树植物的叶片性状使其在维持盐度平衡及贮水保水能力方面强于半红树植物，从而能更好地适应海岸潮间带高盐环境。

关键词：红树植物，真红树，半红树，解剖特征，功能性状，生态适应

中图分类号：Q944.53；Q948.79　　　　文献标识码：A　　　　文章编号：

Comparative study on leaf traits of true mangrove and semi-mangrove species

HUANG Yiyi[1,2], CAI Shuihua[4], TAN Shujuan[1,2], YE Wanhui[1,3], SHEN Hao[1,3*]

（1. *Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems/Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China; 2.*University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China; 3. Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou 511458, China; 4.*China Giant Panda Conservation Research Center,* Dujiangyan 623006, Sichuan, China）

Abstract: Mangrove species are a group of trees, shrubs or herbs that grow and reproduce in tropical and subtropical intertidal coastal zones. They are usually divided into true mangroves and

---

基金项目：科技基础资源调查专项(2017FY100702)；国家科技支撑计划项目(2012BAC07B04, 2017YFC0505802)；南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0408)；广东省林业科技创新项目(2017KJCX036)；广东省科技计划项目(2017A020217001）[Supported by Special Program for Survey of National Basic Scientific and Technological Resources(2017FY100702); Supported by the National Key Technology R&D Program of China (2012BAC07B04, 2017YFC0505802); Supported by Key Special Program for Introduced Talents Team of Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou) (GML2019ZD0408); Supported by Guangdong Forestry Science and Technology Innovation Program (2017KJCX036); Supported by Science and Technology Planning Program of Guangdong Province, China (2017A020217001)]。

作者简介：黄依依(1996-)，女，广东汕头人，硕士，主要从事植物生理生态学研究，(E-mail) huangyiyi@scbg.ac.cn。

*__通信作者：__沈浩(1975-)，男，安徽枞阳人，博士，副研究员，主要从事保护生态学和植物生理生态学研究,(E-mail) shenhao@scbg.ac.cn。

semi-mangroves according to their distribution; the former are confined to intertidal coastal areas with relatively high salinity, but the latter can grow in both intertidal coastal and upland areas. Intertidal coastal areas are generally characterized by high salinity, high sunlight and hypoxia. In such hostile environments, how true mangrove species and semi-mangrove species differ in their ecological adaptation strategies has not been well elucidated. Here, we compared the leaf anatomical and functional traits of five true mangrove species and four semi-mangrove species that were widely distributed in south subtropical coastal zones. We selected the five true mangrove species (i.e. *Acrostichum aureum*, *Aegiceras corniculatum*, *Acanthus ilicifolius*, *Bruguiera gymnorrhiza*, *Kandelia candel*) and the four semi-mangrove species (i.e. *Heritiera littoralis*, *Hibiscus tiliaceus* L., *Pongamia pinnata*, *Thespesia populnea*) at Mangrove Natural Reserve of Qi'ao Island of Zhuhai City, Guangdong Province, China. We observed leaf anatomical structures including leaf epidermis and ancillary structure, hypodermis, palisade tissue, spongy tissue and stomata, and then measured stomatal density and leaf thickness under a JSM-6360LV scanning electron microscope. We measured leaf functional traits including specific leaf area, leaf mass per area, leaf water content, and leaf fresh/dry weight ratio according to a published standardized protocol. We observed that leaves of all the nine mangrove species have common anatomical characteristics such as epidermis covered by horny layers, palisade and spongy tissues that differentiate in the mesophyll, and sunken stomata. Leaves of the true mangroves have waxy layer and hypodermis, but have no foliar trichomes, and their stomata are only distributed in the lower epidermis; however, leaves of semi-mangroves have less wax layer, some of them have foliar trichomes but no hypodermis, and distribution of stomata in either upper or lower epidermis is not consistent. Stomatal density and specific leaf area of true mangroves were significantly lower than those of semi-mangroves (P<0.05), while leaf thickness, leaf water content, specific leaf mass and leaf fresh/dry weight ratio were significantly higher than those of semi-mangroves (P<0.05). These results indicated that leaves of true mangroves have more advantages in maintaining salinity balance and water conservation than semi-mangroves, and thus can better adapt to high salinity in intertidal coastal environments.

Keywords: mangrove plant species, true mangroves, semi-mangroves, anatomical features, functional traits, ecological adaptation

红树植物是生长在热带、亚热带海岸潮间带的乔木、灌木或草本植物，根据其分布特征通常分为真红树植物(true mangroves)和半红树植物(semi-mangroves) (Tansley & Fritsch，1905；林鹏，1987)。真红树是指只生长在海岸潮间带的红树植物，半红树则是既可以生长在潮间带又可以生长在内陆非盐碱地的两栖类植物(Wang et al.，1987)。

红树植物长期适应于周期性的海水浸淹、土壤盐渍化、高盐度、缺氧和不稳定的海岸环境(林鹏，1987，1997；Zhong et al.，2002)，在形态、结构与繁殖特性上常表现出特殊的适应机制(李元跃，2006)。例如，在形态解剖方面，红树植物叶片表现出旱生叶的构造特点(林鹏，1997)：具有较小的表皮细胞和内皮层结构，气孔通常只分布于下表皮、下陷，叶片和角质层通常较厚，气孔密度较高，栅栏组织和中脉维管束发达、富含单宁，且大多数红树植物具有木栓层产生的木栓瘤及皮孔排水器和盐腺(李元跃，2006；李芳兰等，2005；黄桂玲和黄庆昌，1989；陈燕等，2014)。为了应对高盐环境，部分红树植物甚至具有特化的小而厚的叶片，表现出肉质化的特征，如木果楝属(*Xylocarpus*)、拉关木属(*Laguncularia*)和水芫花属(*Pemphis*)。有的分化出泌盐的盐腺，直接排出盐分，如桐花树和老鼠簕(Tomlinson, 1994;

Sobrado, 2005)。

目前针对红树植物叶片性状的研究主要集中于共同适应特征的描述，而对于两者叶片形态解剖和功能性状的对比研究较少。真红树和半红树由于适应海水盐度不同，特化而成的形态结构也不同，如真红树适应高盐环境形成内皮层(陈健辉等，2018)，叶片的 Cl^-、肉质化程度和氮含量远高于半红树植物，而比叶面积则小于半红树植物，且水分利用效率和耐盐性及耐旱能力比半红树强(牟美蓉，2007)。然而，已有研究涉及的红树种类不多，且较少同时考虑功能性状参数。

为此，本研究选择南亚热带气候条件下自然生长的 5 种真红树植物（卤蕨(*Acrostichum aureum*)、木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)、老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)、桐花树(*Aegiceras corniculatum*)、秋茄(*Kandelia candel*)）和 4 种半红树植物（银叶树(*Heritiera littoralis*)、水黄皮(*Pongamia pinnata*)、黄槿(*Hibiscus tiliaceus*)和杨叶肖槿(*Thespesia populnea*)）为研究对象，通过形态解剖结构和功能性状的比较研究，旨在揭示真红树和半红树植物在叶片性状上对海岸带环境适应策略的异同，为理解红树植物对特殊生境的生态适应提供依据，为红树林的保护和恢复提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 研究区自然概况

研究样地位于广东省珠海市淇澳岛红树林自然保护区，地理位置为 113°36′40″～113°39′15″ E，22°23′40"～22°27′38" N 之间，气候类型为南亚热带海洋性季风气候(廖宝文等，2008)。区内年平均气温为 22.2 ℃，基本无霜期。年降水量为 1 875.7 mm，4-10 月占全年雨量的 84%左右(廖宝文等，2008)。保护区海水盐度为 3.31‰～7.05‰，海域潮汐属不正规半日潮(蔡水花等，2016)。

1.2 实验材料与设计

实验材料为淇澳岛红树林自然保护区的 9 个红树优势种(表 1)。本文依据已有研究(Tansley & Fritsch，1905；林鹏，1987)将这 9 种红树植物分为 5 种真红树植物和 4 种半红树植物。选取自然生长良好的每种红树植物健康、成熟植株 4 株，于冠层外侧向阳方位选取叶位、大小和成熟度相近的健康成熟叶片 3-10 片，进行各项指标测定。

表1 9种红树植物选取样本的植株特征

Table 1 Characteristics of sample plants of nine mangrove species in this study

科名 Family name	种(缩写) Species (Abbreviation)	拉丁名 Latin name	类型 Type	植株高度(m) Height	冠幅(m×m) Crown width
卤蕨科 Acrostichaceae	卤蕨(*Aa*)	*Acrostichum aureum*	T	1.5-2.2	-
紫金牛科 Myrsinaceae	桐花树(*Ac*)	*Aegiceras corniculatum*	T	1.3-1.7	0.5-0.7×0.5-0.8
爵床科 Acanthaceae	老鼠簕(*Ai*)	*Acanthus ilicifolius*	T	1.3-1.7	-
红树科 Rhizophoraceae	木榄(*Bc*)	*Bruguiera gymnorrhiza*	T	1.8-2.1	0.6-0.8×0.6-0.8
红树科 Rhizophoraceae	秋茄(*Kc*)	*Kandelia candel*	T	3.0-4.0	1.5-2.0×1.5-1.8
梧桐科 Sterculiaceae	银叶树(*Hl*)	*Heritiera littoralis*	S	4.5-5.0	2.0-3.5×2.0-3.5
锦葵科 Malvaceae	黄槿(*Ht*)	*Hibiscus tiliaceus*	S	2.5-3.0	1.5-2.0×1.5-2.0

豆科 Leguminosae	水黄皮(*Pp*)	*Pongamia pinnata*	S	4.0-5.0	3.5-4.0×4.0-5.0
锦葵科 Malvaceae	杨叶肖槿(*Tp*)	*Thespesia populnea*	S	4.5-5.5	2.0-3.0×3.0-3.5

注：**T.** 真红树植物；**S.**半红树植物。
Note: **T**. True mangrove; **S.** Semi-mangroves.

1.3 叶片性状测定

叶形态解剖性状：参照蔡水花等(2016)的方法，将叶片在4%戊二醛溶液中固定24 h以上(4 ℃)，采用0.1 mol/L磷酸缓冲液进行处理，按酒精梯度进行脱水(30%, 50%, 70%, 80%, 90%, 100%)，最后在叔丁醇中冷冻，经过JFD-310真空冷冻干燥仪干燥后，用双面碳胶带将其固定在样品台上，使用JFC-1600型离子溅射仪(JEOL Ltd, Tokyo, Japan)镀金膜，在JSM-6360LV型扫描电子显微镜(JEOL Ltd, Tokyo, Japan)下观察和拍照。观测叶片形态特征并计算气孔密度(每1 mm^2内的气孔个数，stomatal density, SD)和叶片总厚度(leaf thickness, LT)。

叶功能性状：用LI-3000C便携式叶面积仪(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA)测量每种红树所采叶片的叶面积。然后将所有的植物材料分别装入纸袋，于70 ℃下烘至恒重。参照Cornelissen et al. (2003)计算下列功能性状：比叶面积(specific leaf area, SLA, $cm^2 \cdot g^{-1}$)= 叶面积/叶生物量、比叶重(leaf mass per area, LMA, $g \cdot cm^{-2}$)＝总叶干重/总叶面积、叶片含水量(leaf water content, LWC, %)=(初始鲜重-干重)/初始鲜重×100%、鲜干重比(FM_L/DM_L)=鲜重/干重。

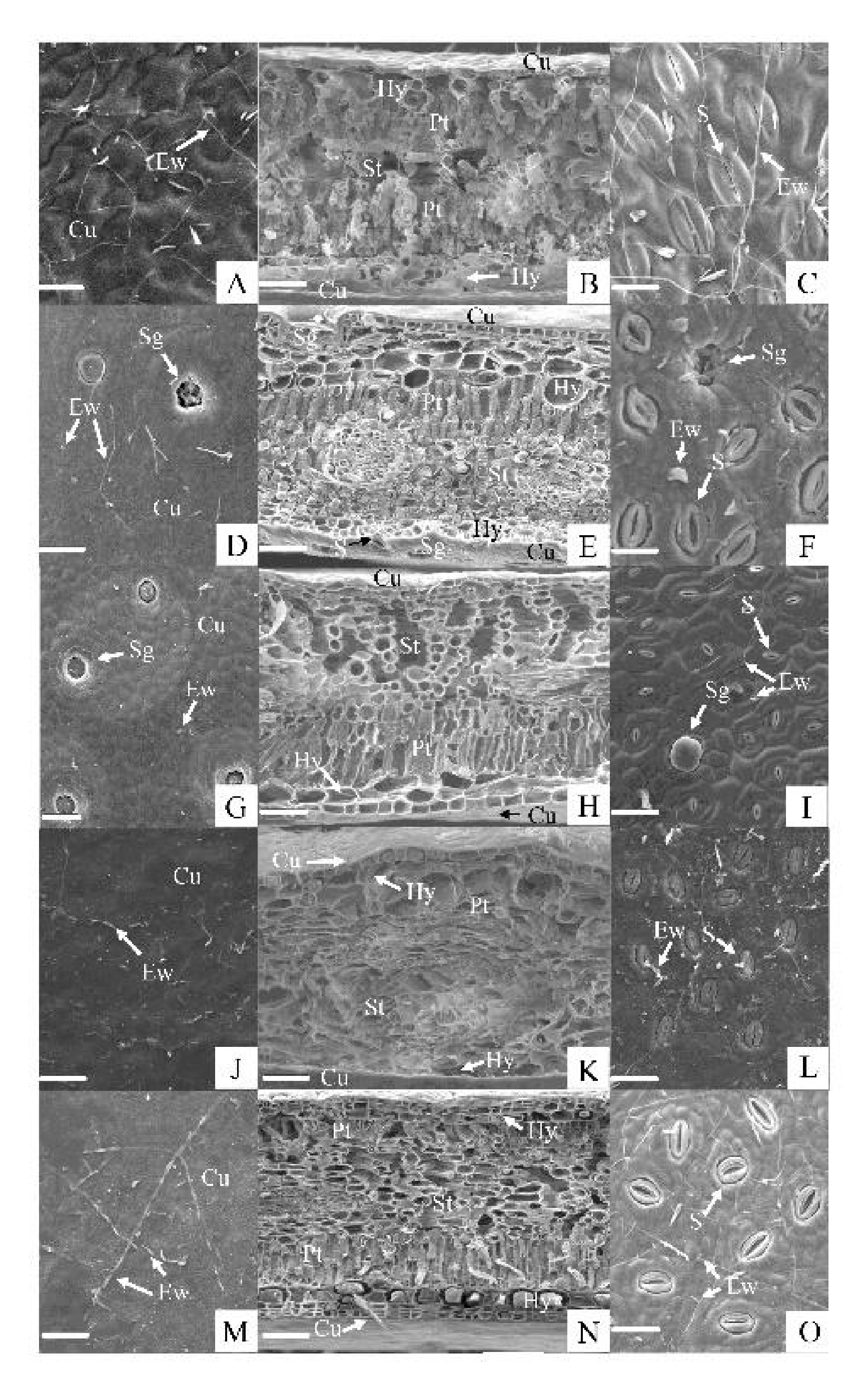
1.4 数据分析

所有数据用Excel 13.0计算平均值和标准误，采用SPSS 16.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA)进行显著性检验，当P<0.05时表示有统计学意义。其中，以Student's *t*-test的方法对真红树和半红树之间各叶片性状指标的差异进行显著性检验。以单因素方差分析(One-way ANOVA)方法对5种真红树植物之间以及4种半红树植物之间各性状的差异进行显著性检验；当差异显著时，用LSD法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 叶片形态解剖性状

扫描电镜下5种真红树和4种半红树植物叶片的形态解剖特征分别见图1和图2，表2对这9种红树植物的叶片解剖特征进行了总结。可以发现，这9种红树植物叶片均具有旱生叶的典型特征：具有角质层；表皮上有表皮毛等附属结构；叶肉具有栅栏组织和海绵组织的分化；气孔下陷。部分种类分化出特殊结构，如卤蕨、桐花树、老鼠簕、木榄、秋茄、黄槿角质层上覆盖有形状各异的蜡质层；桐花树、老鼠簕、银叶树、杨叶肖槿具有盐腺；木榄叶肉组织上分布有木栓瘤。



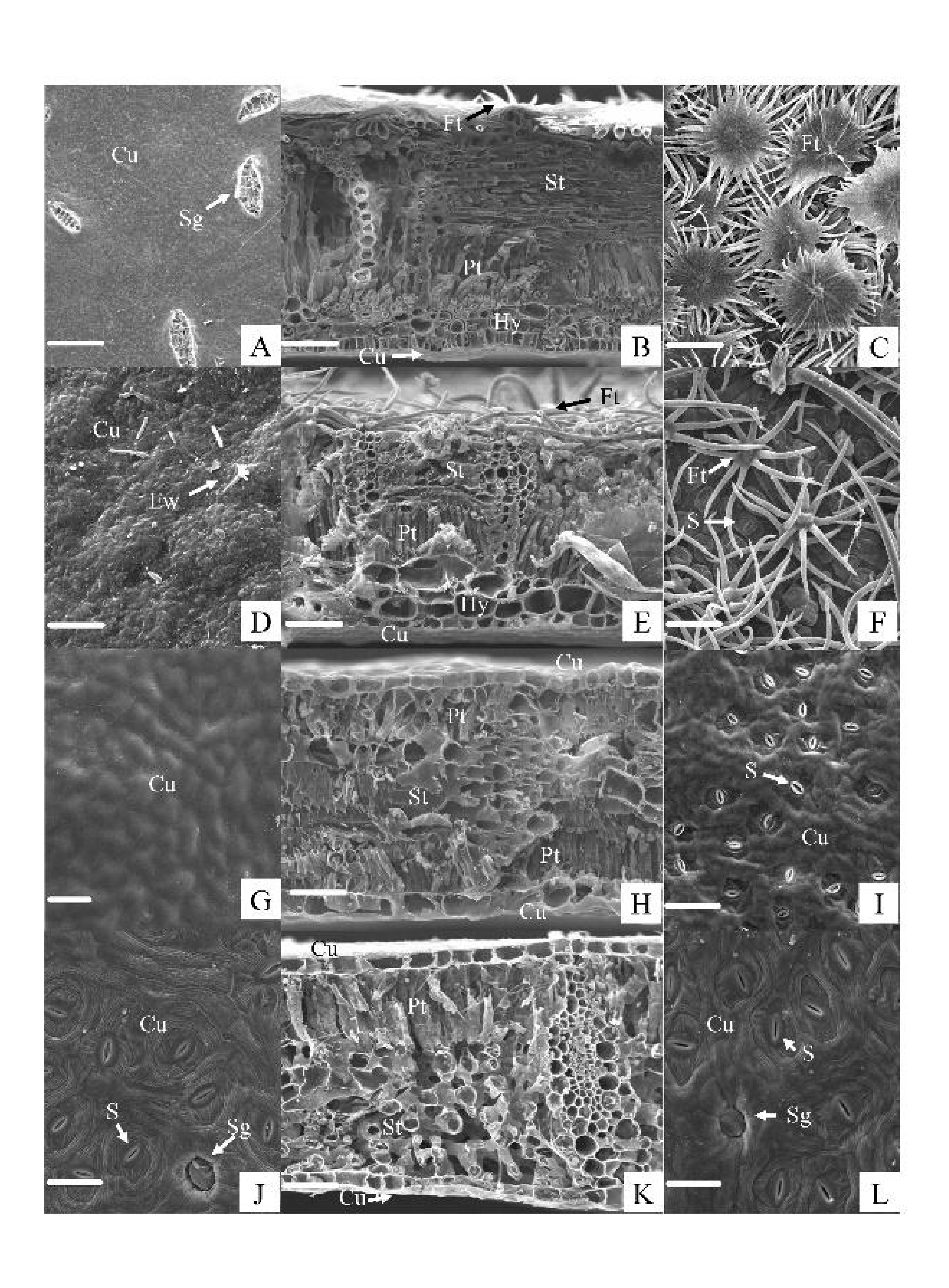
注：**A.** 卤蕨叶片上表皮，示 Cu 和 Ew；**B.** 卤蕨叶片纵切面，示 Cu、Hy、Pt 和 St；**C.** 卤蕨叶片下表皮，示 Ew 和 S；**D.** 桐花树叶片上表皮，示 Cu、Ew 和 Sg ；**E.** 桐花树叶片纵切面，示 Cu、Hy、Pt 和 St；**F.** 桐花树叶片下表皮，示 Ew、S 和 Sg；**G.** 老鼠簕叶片上表皮，示 Cu、Ew 和 Sg ；**H.** 老鼠簕叶片纵切面，示 Cu、Hy、Pt 和 St；**I.** 老鼠簕叶片下表皮，示 Ew、S 和 Sg；**J.** 木榄叶片上表皮，示 Cu 和 Ew；**K.** 木榄叶片纵切面，示 Cu、Hy、Pt 和 St；**L.** 木榄叶片下表皮，示 Ew 和 S；**M.** 秋茄叶片上表皮，示 Cu 和 Ew；**N.** 秋茄叶片纵切面，示 Cu、Hy、Pt 和 St；**O.** 秋茄叶片下表皮，示 Ew 和 S 。**Cu**. 角质层；**Ew**. 蜡质层；**Hy**. 内皮层；**Pt**. 栅栏组织；**S**. 气孔；**Sg**. 盐腺；**St**. 海绵组织。标尺：A, B, C, D, E, F, H, I, J, K, L, M, N, O =100 μm；G=200 μm。

Note: **A.** Leaf upper epidermis of *A. aureum*, showing Cu and Ew; **B.** Leaf transverse section of *A. aureum*, showing Cu, Hy, Pt and St; **C.** Leaf lower epidermis of *A. aureum*, showing Ew and S; **D.** Leaf upper epidermis of *A. corniculatum*, showing Cu, Ew and Sg; **E.** Leaf transverse section of *A. corniculatum*, showing Cu, Hy, Pt and

St; **F.** Leaf lower epidermis of *A. corniculatum*, showing Ew, S and Sg; **G.** Leaf upper epidermis of *A. ilicifolius*, showing Cu, Ew and Sg; **H.** Leaf transverse section of *A. ilicifolius*, showing Cu, Hy, Pt and St; **I.** Leaf lower epidermis of *A. ilicifolius*, showing Ew, S and Sg; **J.** Leaf upper epidermis of *B. gymnorrhiza*, showing Cu and Ew; **K.** Leaf transverse section of *B. gymnorrhiza*, showingCu, Hy, Pt and St; **L.** Leaf lower epidermis of *B. gymnorrhiza*, showing Ew and S; **M.** Leaf upper epidermis of *K. candel*, showing Cu and Ew; **N.** Leaf transverse section of *K. candel*, showing Cu, Hy, Pt and St; **O.** Leaf lower epidermis of *K. candel*, showing Ew and S. **Cu**. Cuticle; **Ew**. Epicuticular wax; **Hy**. Hypodermis; **St**. Spongy tissue; **Pt**. Palisade tissue; **S**. Stomata; **Sg**. Salt glands. Scale bars: A, B, C, D, E, F, H, I, J, K, L, M, N, O =100 µm; G =200 µm.

图 1　5 种真红树植物叶片解剖结构扫描电镜图

Fig. 1　Leaf anatomical structure of five true mangroves under a scanning electron microscope



注：**A.** 银叶树叶片上表皮，示 Cu 和 Sg；**B.** 银叶树叶片纵切面，示 Cu、Ft、Hy、Pt 和 St；**C.** 银叶树叶片下表皮，示 Ft；**D.** 黄槿叶片上表皮，示 Cu 和 Ew；**E.** 黄槿叶片纵切面，示 Cu、Ft、Hy、Pt 和 St；**F.** 黄槿叶片下表皮，示 Ft 和 S；**G.** 水黄皮叶片上表皮，示 Cu；**H.** 水黄皮叶片纵切面，示 Cu、St 和 Pt；**I.** 水黄皮叶片下表皮，示 Ew 和 S；**J.** 杨叶肖槿叶片上表皮，示 Cu、S 和 Sg；**K.** 杨叶肖槿叶片纵切面，示 Cu、Pt 和 St；**L.** 杨叶肖槿叶片下表皮，示 Cu、S 和 Sg。**Cu**. 角质层；**Ew**. 蜡质层；**Ft**. 表皮毛；**Hy**. 内皮层；**Pt**. 栅栏组织；**S**. 气孔；**Sg**. 盐腺；**St**. 海绵组织。标尺：A, B, C, D, E, F, H, I, J, K, L, M, N, O =100 μm；G=200 μm。

Note: A. Leaf upper epidermis of *H. littoralis*, showing Cu and Sg; **B.** Leaf transverse section of *H. littoralis*, showing Cu, Ft, Hy, Pt and St; **C.** Leaf lower epidermis of *H. littoralis*, showing Ft; **D.** Leaf upper epidermis of *H. tiliaceus*, showing Cu and Ew; **E.** Leaf transverse section of *H. tiliaceus*, showing Cu, Ft, Hy, Pt and St; **F.** Leaf lower epidermis of *H. tiliaceus*, showing Ft and S; **G.** Leaf upper epidermis of *P. pinnata*, showing Cu; **H.** Leaf transverse section of *P. pinnata*, showing Ft, Pt and St; **I.** Leaf lower epidermis of *P. pinnata*, showing Cu, S and Sg; **J.** Leaf upper epidermis of *T. populnea*, showing Cu, S and Sg; **K.** Leaf transverse section of *T. populnea*, showing Cu, Pt and St; **L.** Leaf lower epidermis of *T. populnea*, showing Cu, S and Sg. **Cu**. Cuticle; **Ew**. Epicuticular wax; **Ft**. Foliar trichomes; **Hy**. Hypodermis; **St**. Spongy tissue; **Pt**. Palisade tissue; **S**. Stomata; **Sg**. Salt glands. Scale bars: A, B, C, D, E, F, H, I, J, K, L, M, N, O =100 μm; G =200 μm.

图 2　4 种半红树植物叶片解剖结构扫描电镜图

Fig. 2　Leaf anatomical structure of four semi-mangroves under a scanning electron microscope

表 2　9 种红树植物叶片解剖特征

Table 2　Leaf anatomical characters of nine mangrove species

类别 Type	物种 Species	表皮及附属物 Epidermis and ancillary structure	内皮层 Hypodermis	栅栏组织 Palisade tissue	海绵组织 Spongy tissue	气孔 Stomata
	Aa	上下表皮均具有角质层和蜡质层 Both the upper and lower epidermis have cuticle and waxy layers	上表皮有 1-2 层 The upper epidermis has 1-2 layers	上下两层，体积较大 Have the upper and lower layers, large volume	两层栅栏组织之间，体积较小 Between the two layers of palisade tissue, small volume	仅分布在下表皮，内陷 Only in the lower epidermis, invaginate
	Ac	上下表皮均具有角质层、蜡质层和盐腺 Both the upper and lower epidermis have cuticle, waxy layers and salt glands	上下表皮均有 2-3 层 The upper and lower epidermis have 2-3 layers	一层，细胞较长 One layer, the cells are longer	一层，细胞排列紧密 One layer, the cells arranged closely	仅分布在下表皮，内陷 Only in the lower epidermis, invaginate
真红树植物 True mangroves	*Ai*	上下表皮均具有角质层、蜡质层和盐腺 Both the upper and lower epidermis have cuticle, waxy layers and salt gland	上下表皮均有 2-3 层 The upper and lower epidermis have 2-3 layers	一层，细胞较长 One layer, the cells are longer	一层，细胞排列疏松 One layer, the cells arranged loosely	仅分布在下表皮，内陷 Only in the lower epidermis, invaginate
	Bc	上下表皮均具有角质层和蜡质层 Both the upper and lower epidermis have cuticle and waxy layers	上下表皮有 1-2 层 The upper and lower epidermis have 1-2 layers	不明显 Not obvious	整个叶肉中，细胞排列疏松 Throughout the mesophyll, the cells arranged loosely	仅分布在下表皮，内陷 Only in the lower epidermis, invaginate
	Kc	上下表皮均具有角质层、蜡质层和盐腺 Both the upper and lower epidermis have cuticle, waxy layers and salt glands	上下表皮均有 2-3 层 The upper and lower epidermis	一层，体积较小 One layer, small volume	一层，体积较大，细胞排列疏松 One layer, large volume, the cells arranged loosely	仅分布在下表皮，内陷 Only in the lower epidermis,

			have 2--3 layers			invaginate
半红树植物 Semi-mangroves	*H*l	上表皮具有角质层和盐腺，下表皮有疣状表皮毛 The upper epidermis has cuticle and salt glands, and the lower epidermis has warty foliar trichomes	上表皮有 1-2 层 The upper epidermis has 1-2 layers	一层，体积较小 One layer, small volume	一层，细胞排列紧密 One layer, the cells arranged closely	仅分布在上表皮，内陷 Only in the upper epidermis, invaginate
	*H*t	上表皮具有角质层、蜡质层和盐腺，下表皮有星状表皮毛 The upper epidermis has cuticle, waxy layers and salt glands, and the lower epidermis has stellate foliar trichomes	上表皮有 2-3 层 The upper epidermis has 2-3 layers	一层，体积较小 One layer, small volume	一层，细胞排列紧密 One layer, the cells arranged closely	仅分布在下表皮 Only in the lower epidermis
	*P*p	上下表皮均具有角质层 Both the upper and lower epidermis have cuticle	无 None	上下两层，体积较大 Have the upper and lower layers, large volume	两层栅栏组织之间，体积较小 Between the two layers of palisade tissue, small volume	仅分布在下表皮，内陷 Only in the lower epidermis, invaginate
	*T*p	上下表皮均具有角质层和盐腺 Both the upper and lower epidermis have cuticle and salt glands	无 None	一层，体积较小 One layer, small volume	一层，细胞排列疏松 One layer, the cells arranged loosely	分布在上下表皮，内陷 Both in the upper and lower epidermis, invaginate

注：各物种代码见表 1。
Note: Refer to Table 1 for the codes of the nine mangrove species.

表 3 真红树植物和半红树植物叶片解剖特征比较

Table 3 Comparison of leaf anatomical characteristics between true mangroves and semi-mangroves

叶片解剖特征 Leaf anatomical characteristics	真红树植物 True mangroves	半红树植物 Semi-mangroves
表皮及附属物 Epidermis and ancillary structure	上下表皮均有角质层和蜡质层，较厚，多数具有盐腺 Both the upper and lower epidermis have thick cuticle and waxy layer; Most of them have salt glands	上表皮和部分(*P*p 和 *T*p)下表皮有角质层，仅 *H*t 上表皮有蜡质层，较薄；部分具有盐腺(*H*t 和 *T*p)和表皮毛(*H*l 和 *H*t) Upper epidermis of all species and lower epidermis of two (*P*p and *T*p) have thin cuticle; Only *H*t has thin waxy layer in upper epidermis; Some of them have salt glands (*H*t and *T*p in upper epidermis) and foliar trichomes (*H*l and *H*t in lower epidermis)
内皮层 Hypodermis	上下表皮下均有 Below both the upper and lower epidermis	部分上表皮下有(*H*l 和 *H*t) Below the upper epidermis for *H*l and *H*t
栅栏组织 Palisade tissue	体积较大，有些种具有两层 Large volume, some species have two layers	体积较小，一般只有一层 Small volume, usually only one layer
海绵组织 Spongy tissue	体积较小，细胞排列紧密 Small volume, the cells arranged closely	体积较大，细胞排列疏松 Large volume, the cells arranged loosely
气孔 Stomata	多下陷，有蜡质覆盖 Most invaginate, covered with wax	多下陷，无蜡质覆盖 Most invaginate, no wax cover

注：各物种代码见表 1。

Note: Refer to Table 1 for the codes of the nine mangrove species.

表 3 对真红树植物和半红树植物的叶片解剖特征进行了比较，真红树植物叶片上下表皮均覆盖有较厚的角质层和蜡质层，而半红树植物仅叶片上表皮具有薄的角质层，多数不具备蜡质层（除了黄槿的上表皮）；表皮上除气孔外，多数真红树的上下表皮均分化出盐腺等分泌结构，而半红树植物仅黄槿和杨叶肖槿的上表皮分化出盐腺。真红树植物叶片上下表皮下

具有 1 至多层内皮层细胞，而半红树植物叶片仅银叶树和黄槿的上表皮有内皮层；叶肉一般都具有栅栏组织和海绵组织的分化，但对于真红树植物前者体积多大于后者，而半红树植物则相反。

2.2 叶片功能性状

9 种红树植物的叶片功能特征如表 4 所示。总体来说，真红树植物的气孔密度(SD)和比叶面积(SLA)显著小于半红树植物，而叶片厚度(LT)、比叶重(LMA)、鲜干重比(FM_L/DM_L)和叶片含水量(LWC)则显著大于半红树植物。

(1)在真红树植物中，老鼠簕、卤蕨和木榄的 SD 显著大于桐花树，后者的 SD 显著大于秋茄；在半红树植物中，黄槿的 SD 显著大于水黄皮，水黄皮的 SD 显著大于杨叶肖槿。

(2)真红树植物的叶片厚度(LT)显著大于半红树植物。两大类植物叶片厚度分别排序为：秋茄>卤蕨>老鼠簕>桐花树>木榄；银叶树>杨叶肖槿>黄槿>水黄皮。

(3)真红树植物的比叶面积(SLA)显著小于半红树植物，而比叶重(LMA)显著大于后者。真红树植物中，卤蕨和老鼠簕的 SLA 显著大于木榄、秋茄和桐花树，而 LMA 显著小于木榄、秋茄和桐花树；半红树植物中，水黄皮和杨叶肖槿的 SLA 显著大于黄槿，黄槿的 SLA 显著大于银叶树，而 LMA 显著小于黄槿，黄槿的 SLA 显著小于银叶树.

(4)真红树植物的鲜干重比(FM_L/DM_L)和叶片含水量(LWC)均显著大于半红树植物。真红树植物老鼠簕的鲜干重和 LWC 均显著大于卤蕨和木榄，大于桐花树，秋茄和木榄的鲜干重和 LWC 无显著差别；半红树植物杨叶肖槿和黄槿的 LWC 显著高于水黄皮和银叶树，杨叶肖槿的鲜干重比显著大于黄槿，大于银叶树和水黄皮。

表 4 9 种红树植物的叶片功能性状（均值±标准误）

Table 4　Mean (±SE) of leaf functional traits for nine mangrove species

物种 Species	SD	SLA	LT	LMA	LWC	FM_L/DM_L
真红树植物 True mangroves						
*A*a	251.4±14.2a	94.0±5.7a	420.5±7.5a	0.0107±0.0007b	73.3±0.2b	3.75±0.02b
*A*c	187.2±12.3b	45.3±5.0b	348.9±10.3a	0.0233±0.0021a	59.7±2.1b	2.50±0.14d
*A*i	252.9±8.3a	93.4±1.9a	373.0±11.4a	0.0108±0.0002b	81.1±0.5a	5.29±0.12a
*B*c	248.7±3.7a	55.7±1.2b	253.6±8.0b	0.0180±0.0004a	72.1±0.4bc	3.59±0.05bc
*K*c	151.2±14.2c	49.4±0.7b	453.4±3.8a	0.0205±0.0003a	68.6±1.7c	3.22±0.19c
均值 Mean	218.3±20.8B	67.5±10.8B	369.9±34.3A	0.0167±0.0025A	71.0±3.5A	3.67±0.46A
半红树植物 Semi-mangroves						
*H*l	-	64.9±1.1c	305.0±9.5a	0.0155±0.0003a	59.4±0.2b	2.47±0.01c
*H*t	1112.8±145.6a	99.9±2.6b	247.6±20.5a	0.0101±0.0003b	66.7±0.1a	3.00±0.01b
*P*p	447.9±26.7b	130.9±3.9a	154.1±6.6b	0.0077±0.0003c	62.5±0.6b	2.67±0.04c
*T*p	176.3±4.5c	121.6±9.5a	275.2±8.3a	0.0084±0.0006c	73.2±1.5a	3.76±0.21a
均值 Mean	579.0±58.9A	104.3±14.7A	245.5±32.6B	0.0104±0.0018B	65.5±3.0B	2.98±0.29B

注：**SD.** 气孔密度（个·mm^{-2}）；**SLA.** 比叶面积（$cm^2·g^{-1}$）；**LT.** 叶片厚度（μm）；**LMA.** 比叶重（$g·cm^{-2}$）；**LWC.** 叶片含水量（%）；**FM_L/DM_L.** 叶片鲜干重比；各物种代码见表 1；不同大写字母表示真红树和半红树各性状均值之间存在显著差异；在 5 种真红树和 4 种半红树中. 同一列不同小字母表示均值有显著差异。

Note: **SD.** Stomatal density (No. mm^{-2}); **SLA.** Specific leaf area ($g·cm^{-2}$); **LT.** Leaf thickness (μm); **LMA.** leaf mass per area ($g·cm^{-2}$); **LWC.** Leaf water content (%); FM_L/DM_L, Leaf fresh/dry weight ratio. Refer to Table 1 for the codes of the nine mangrove species. Different capital letters indicate significantly different means between true mangroves and semi-mangroves. Within either the five true mangrove or four semi-mangrove species, means in the same column not sharing a common lowercase letter are significantly different.

3 讨论

3.1 叶片解剖结构

叶片对植物生境变化的反应十分敏感，其对环境的适应在其形态和解剖特征中最为体现(Mott et al.，1982)。红树林由于生长在高温、高盐的环境中，叶表现出旱生构造(李元跃，2006)。本研究表明，在海岸带高温和强光环境下，真红树植物和半红树植物的叶片对高温或强光生境的适应形成一些相似的特征，如海绵组织紧密排列、栅栏细胞长柱形且发达、表皮毛和角质膜发达，以及下皮层结构等(Esau, 1977; Lee et al.，1990)，这些结构能够防止水分过度蒸发，是红树植物对海岸潮间带长时间海水浸泡、高温、生理干旱的一种适应。同时，真红树和半红树植物也进化出一些不同的结构特征来适应环境，这可能与其不同的生态适应策略有关。本研究发现，相对于半红树植物，真红树植物叶片表皮均具有较厚的角质层和蜡质层，而半红树仅有部分具有蜡质层，植物表面蜡质层具有蒸腾屏障的作用，因此可推测真红树叶片保水能力更强。真红树较多表皮下分化出内皮层结构，气孔下陷防止过度蒸腾，且栅栏组织体积相对较大，而在植物生长过程中内皮层的增加可提升其贮水能力(吴钿等，2012)，故这些特征都有助于减少叶内水分散失及贮存水分，对红树植物调节自身水分平衡以及适应潮间带极端生境具有重要意义。由此可见，真红树植物叶片在维持盐度平衡和贮水保水方面比半红树植物更具有优势，在夏季高温强光的环境中其优势尤为明显。

除了以上这些一般特征之外，有些红树植物还具有一些独特的解剖结构(表 2)，如桐花树、老鼠簕、银叶树和杨叶肖槿上下表皮都具有可泌盐的下陷的盐腺(图 1:D, F, G, I)。高盐环境下植物的离子动态平衡和生长发育都会受到不同程度的影响(茹巧美等，2006)，因为红树植物会通过抑制光合作用和减少叶片面积来减少对碳的吸收，而盐腺借助蒸腾势可维持植物体内离子平衡，对红树在盐浸环境中的生存有重要作用(Faraday & Thomson, 1986; Vassilyev & Stepanova，1990)。秋茄和卤蕨都具有上下两层栅栏组织，海绵组织体积较小(图 1B, N)，表现出抗旱适应性(李元跃等，2006)。黄槿和银叶树的叶片解剖特征和真红树植物相近，上表皮具有内皮层(图 2B, E)，有助于贮水，下表皮均密布表皮毛(图 2C, F)，有助于过滤和反射过剩光。杨叶肖槿上下表皮均有气孔分布且都具有盐腺(图 2J, L)，有助于抵抗盐胁迫，而李妮亚等(2011)研究发现杨叶肖槿气孔仅分布在下表皮和无盐腺，这可能与所研究的材料来自不同生境有关。

3.2 叶片功能性状

叶片功能性状可反映出红树植物叶片对环境的应对策略。在干旱、强光和高盐环境中，植物表现为叶面积小、厚度大和气孔密度大(李芳兰和包维楷，2005)。反之，植物长期生长于弱光环境中则叶片相对柔软且叶柄较长、大而薄、比叶重小(Urbas et al.，2000)。本研究表明，9 种红树植物的 LT、SD 均大于白伟岚等(1999)研究的 8 种耐荫性植物，将桐花树、秋茄、木榄的 LT 和 SD 与不同纬度的研究相比较，发现 LT 与广东徐闻（陈燕等，2014）、湛江特呈岛（吴钿等，2012）、福建九龙江口（李元跃等，2006）的相应结果基本一致，而 SD 随着纬度增加呈上升趋势。而 9 种红树的 SLA 均低于牟美蓉等(2007)研究的位于海南的相同树种，原因可能是海南纬度较珠海低、温度较高，而植物的 SLA 会随着温度升高显著增加(Higuchi et al.，1999)，同样 SLA 也低于曾小平等(2006)研究的 25 种南亚热带植物和李晓兰等(2005)研究的 22 种科尔沁沙地菊科植物，LMA 则相反。

真红树与半红树的叶片功能性状亦存在差异。其中，真红树植物的 SD 和 SLA 都显著

小于半红树植物，而 LT、LWC、LMA 和鲜干重比显著大于半红树植物(表 4)，表明其潜在光合能力低于半红树植物，而叶片保水能力较强。SD 随着环境中水分和湿度减少而增加(Sam et al.，2000；Bosabalidis & Kofidis，2002；高建平等，2003)，大多数半红树植物可能因为缺少真红树植物的盐腺等排盐结构，造成叶片水分亏缺较多，所以 SD 较高。许多研究表明，在资源贫瘠和干旱的恶劣环境下，低 SLA 的植物适应性更强 (Wilson et al.，1999; Poorter & De，1999)，因真红树植物 SLA 较低，表明其对干旱贫瘠环境的适应强于半红树植物。LT 随土壤盐度的提高而加厚(林鹏，1984)，由于自然生境中真红树植物生长的土壤盐度大于半红树植物，这可能是真红树植物的叶片厚度大于半红树的一个原因。植物体的含水量可以反映植物在水分变动条件下对水分的储存情况(Schulze, 1987)，是植物适应干旱能力的一个指标；植物的鲜干重比则是植物体含水量的直接反映，所以植物的鲜干重比是植物抗旱保水能力的一个很重要的生理生态指标(李清芳等，2004)。因此，真红树植物贮水能力和保水能力比半红树植物强。植物的 LMA 可粗略地表示叶中同化产物的含量(白伟岚，1999)，在资源缺乏的环境中，具有较大 LMA 的植物比起其他种类明显有较强的支持和抵御功能(Castro-Díez et al.，2000)。由此可推测，真红树植物抵抗胁迫环境的能力强于半红树植物，这与其它叶片功能特征的结果一致。

不同种植物，其适应生境的形态结构特征也不完全相同。在真红树植物中，老鼠簕和卤蕨 SD、SLA、LWC 和叶片鲜干重比均大于其它三种真红树植物(表 4)，而 LMA 相对较小，推测老鼠簕和卤蕨抗胁迫环境能力弱于秋茄、桐花树和木榄，但由于贮水和保水能力较高，其同化能力也较高。在半红树植物中，银叶树的 SLA、LWC 和鲜干重比都低于其它 3 种半红树植物，LT 和 LMA 却最高，可能是由于其特殊的特征引起的。黄槿具有低的 SLA，异常高的 SD，较高的 LMA 和鲜干重比，虽然高 SD 可能引起过度蒸腾而丢失水分，但其下表皮丰富的表皮毛可能会减少水分的流失，因此，这反而更有利于 CO_2 的进入，提高光合速率，形成高的同化力。同时，黄槿叶片的 SD、LWC 和鲜干重比是半红树植物中最高的(表 3、表 4)，其潜在光合能力(蔡水花等，2016)和保水能力显著高于其他三种半红树植物。

4 结论

叶是植物光合作用的主要器官，其解剖结构和叶片功能特征将影响植物的生长和繁殖以及响应外部环境变化的策略。红树植物经过长期进化，形成了与海岸潮间带环境相适应的叶片特征。真红树叶片上下表皮覆盖较厚的角质层和蜡质层，叶上下表皮下具有 1 至多层内皮层细胞，气孔下陷并且被角质层和蜡质层所覆盖，栅栏组织体积较大。半红树叶片上表皮具有薄角质层，较少有蜡质层，下表皮具有薄角质层或表皮毛，上表皮下很少有内皮层，下表皮下无内皮层，栅栏组织体积较小。真红树植物的 SD 和 SLA 都显著小于半红树植物，而 LT、LWC、LMA 和 FM_L/DM_L 显著大于半红树植物，表明其潜在光合能力低于半红树植物，而叶片保水能力较强。这些结果说明，真红树植物对叶片结构进行的投资高于半红树植物，在维持盐度平衡和贮水保水方面比半红树植物更具有优势。

参考文献：

BAI WL, REN JH, SU XH. 1999. Comparative study on shade-tolerance of eight garden plants [J]. J Beijing For Univ, (3):49-55. [白伟岚，任建武，苏雪痕. 1999. 八种植物耐阴性比较研究[J]. 北京林业大学学报, (3): 49-55.]

BALL M C. 1988. Ecophysiology of mangroves [J]. Struct Funct, 2: 129-142.

BOSABALIDIS AM, KOFIDIS G. 2002. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars [J]. PLANT SCI, 163: 375-379.

CAI SH, LI T, ZHOU GX et al.， 2016. Gas exchange characteristics in the mangrove associate *Hibiscus tiliaceus* [J]. Guihaia, 36(4): 397-404. [蔡水花，李婷，周光霞，等，2016. 半红树植物黄槿的气体交换特性[J]. 广西植物, 36(4): 397-404.]

CASTRO-D EZ P, PUYRAVAUD J P, CORNELISSEN J H C. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of wide range of woody plant species and types [J]. Oecologia, 124:476-486.

CHEN JH, LIAO KY, HUANG HF et al.， 2018. Comparative study on leaf structures of five mangrove plants [J]. Guihaia, 38(5): 655-664. [陈健辉，缪绅裕，黄惠芳，等，2018. 五种红树植物叶片结构的比较研究[J]. 广西植物, 38(5): 655-664.]

CHEN Y, LIU KD, LI HL, et al.， 2014. Leaf structures and stress resistance in five mangrove species[J]. J NE For Univ, 42(7): 27-31+68. [陈燕，刘锴栋，黎海利，等，2014. 5 种红树植物的叶片结构及其抗逆性比较[J]. 东北林业学学报, 42(7): 27-31+68.]

CORNELISSEN JHC, LAVOREL S, GARNIER E, et al.， 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Aust J Bot, 51: 335-380.

ESAU K. 1977. Anatomy of seed plants (2nd Ed.)[M]. New York: John Wiley and Sons Press. 351-372.

FARADAY CD, THOMSON WW. 1986. Structure aspects of the salt glands of the *Plumbaginaceae* [J]. J EXP BOT, 13(7): 461-470.

HE BY. 2009. Studies on the eco-physiological mechanisms for the key techniques in mangrove afforestation in the diurnal tidal region [D]. Xiamen: Xianmen University: 26-27. [何斌源, 2009. 全日潮海区红树林造林关键技术的生理生态基础研究[D]. 厦门：厦门大学：26-27.]

HIGUCHI H, SAKURATANI T, UTSUNOMIYA N. 1999. Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) trees [J]. Sci Hort-Amsterdam, 80: 91-104.

HUANG GL, HUANG QC. 1989. The structure of vegetable organs and ecological adaptation of mangrove plants in China (Ⅰ) [J]. Ecol Sci, 1: 100-105. [黄桂玲，黄庆昌，1989. 中国红树植物的营养器官结构与生态适应Ⅰ [J]. 生态科学, 1: 100-105.]

K RNER C. 1991. Some overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration [J]. Funct Ecol, 5: 162 -173.

LEE DW, BONE RA, TERSIS S, et al.， 1990. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants [J]. Am J Bot, 77: 370-380.

LI FL, BAO WK. 2005. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change [J]. Chin Bull Bot, 22(B08): 118-127. [李芳兰，包维楷，2005. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. 植物学通报, 22(B08): 118-127.]

LI NY, HAN SM, CHEN J, et al.，2011. Antioxidant defenses of mangrove associates in divergent habitats [J]. J NW For Univ, 26(5): 29-34. [李妮亚，韩淑梅，陈坚，等，2011. 不同生境中半红树植物抗氧化防御研究[J]. 西北林学院学报, 26(5): 29-34.]

LI QF, MA CC, LI HP, et al.，2004. Effects of soil available silicon on growth, development and

physiological functions of soybean [J]. J Appl Ecol, 15(1): 73-76. [李清芳，马成仓，李韩平，等. 2004. 土壤有效硅对大豆生长发育和生理功能的影响[J]. 应用生态学报, 15(1): 73-76.]

LI XL, LI XH, JIANG DM, et al.， 2005. Leaf morphological characters of 22 Compositae herbaceous species in Horqin sandy land [J]. Chin J Ecol, 24(12): 1397-1401. [李晓兰，李雪华，蒋德明，等. 2005. 科尔沁沙地 22 种菊科草本植物叶片形态特征研究[J]. 生态学杂志, 24(12): 1397-1401.]

LI YY. 2006. Studies on leaf anatomy of some mangrove species [D]. Xiamen: Xiamen University. [李元跃，2006. 几种红树植物叶的解剖学研究[D]. 厦门：厦门大学.]

LIAO BW, TIAN GH, YANG XB, et al.，2008. The analysis of natural regeneration and diffusion of the seedling of *Sonneratia apetala* in the Qi'ao Island, Zhuhai[J]. Ecol Sci, (6): 485-488. [廖宝文, 田广红, 杨雄邦, 等. 2008. 珠海淇澳岛无瓣海桑种苗天然更新与扩散分析[J]. 生态科学, (6): 485-488.]

LIN P. 1984. Mangrove[M]. Beijing: China Ocean Press: 1-48. [林鹏，1984. 红树林[M]. 北京: 海洋出版社: 1-48.]

LIN P. 1987. Distribution of mangrove species[J]. Sci Silva Sin, 23(4):481-490. [林鹏，1987. 红树林的种类及其分布[J]. 林业科学，23(4): 481-490.]

LIN P. 1997. Mangrove ecosystem in China[M]. Beijing: Science Press: 60-61. [林鹏，1997. 中国红树林生态系统[M]. 北京：科学出版社: 60-61.]

MOTT K A, GIBSON A G, O' LEARY J W. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves [J]. PLANT CELL ENVIRON, 9: 455- 460.

MOU MR. 2007. Comparative study on leaf characteristics between true mangroves and mangrove associates[D]. Xiamen: Xiamen University. [牟美蓉，2007. 基于叶片特征的真红树和半红树植物的比较研究[D]. 厦门：厦门大学.]

POORTER H, DE JR. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 14 habitats differing in productivity [J]. NEW PHYTOL, 143: 163-176.

RU QM, ZHENG HL, XIAO Q.， 2006. Advances in salt-tolerance mechanism of mangrove[J]. Acta Bot Yunnan, 28(1): 78-84. [茹巧美，郑海雷，肖强，2006. 红树植物耐盐机理研究进展[J]. 云南植物研究, 28(1): 78-84.]

SAM O, JEREZ E, DELL'AMIICO J, et al.， 2000. Water stress induced changes in anatomy of tomato leaf epidermis [J]. Biol Plant, 43: 275-277.

SCHULZE ED, ROBICHAUX RH, GRACE J, et al.， 1987. Plant water balance [J]. Bioscience, 37: 30-37.

SOBRADO MA. 2005. Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguneularia racemosa* as affected by salinity [J]. Photosynthetica, 43(2): 217-221.

TANSLEY AG, FRITSCH FE. 1905. Sketches of vegetation at home and abroad (I): The flora of the ceylon Littoral [J]. New Phytol, 4: 1-17, 27-55.

TOMLINSON PB. 1994. The botany of mangroves [M]. Cambridge: Cambridge University Press, PI-419.

URBAS P. 2000. Adaptive and inevitable morphological of three herbaceous species in a multi-species community: field experiment with manipulated nutrients and light [J]. Acta

Oecol, 21: 139-147.

VASSILYEV AE, STEPANOVA AA. 1990. The ultrastructure of ion-secreting and non-secreting salt glands of *Limonium platyphyllum* [J]. J Exp Bot, 41: 41-46.

WANG BS. 1987. Phytocoenology [M]. Beijing: China Higher Education Press: 298-300. [王伯荪，1987. 植物群落学[M]. 北京：高等教育出版社: 298-300.]

WILSON P J, THOMPSON K, HODGSON J. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies [J]. New Phytol, 143: 144-162.

WU T, YE CH, HAN WD. 2012. Leaf anatomical structure and its ecological adaptability of five species of Rhizophoraceae plants [J]. Bull Bot Res, 32(2): 143-146. [吴钿，叶昌辉，韩维栋，2012. 5种红树科植物叶片的比较解剖及其生态适应研究[J]. 植物研究, 32(2): 143-146.]

ZENG XP, ZHAO P, CAI XA, et al.， 2005. Shade-tolerance of 25 low subtropical plants[J]. J Beijing For Univ, 28(4): 88-95. [曾小平，赵平，蔡锡安，等，2006. 25种南亚热带植物耐阴性的初步研究[J]. 北京林业大学学报, 28(4): 88-95.]

ZHONG Y, ZHAO Q, SHI SH, et al.， 2002. Detecting evolutionary rate heterogeneity among mangroves and their close terrestrial relatives [J]. Ecol Lett, 5(3): 427-432.